云 南 植 物 研 究 1995; **17** (1): 41—47
Acta Botanica Yunnanica

雪松属的细胞分类学及历史植物地理学研究*

李林初 傅煜西**

（复旦大学生物系，上海 200433）

摘要 雪松属含雪松，北非雪松、黎巴嫩雪松和短叶雪松等 4 种，它们间断分布于西北喜马拉雅、西北非及西亚。本文分析了雪松的核型，K（2n）＝24＝18m+6sm，该结果与 Hizume（1988）的一致但不同于 Mehra & Khoshoo（1956）的。作者比较了雪松属 3 个代表种的核型并提出了它们的进化趋势可能是雪松→北非雪松→黎巴嫩雪松。从松科各属核型的比较分析，作者认为将雪松属由落叶松亚科分出置于冷杉亚科是合乎需要的。根据细胞学、化石、地理分布、古地理和古气候等资料，本文还讨论了雪松属的起源、迁移和进化。

关键词 雪松属，核型，进化，细胞分类学，历史植物地理学

STUDIES ON THE CYTOTAXONOMY AND THE HISTORICAL PHYTOGEOGRAPHY OF CEDRUS (PINACEAE)*

LI Lin-Chu, FU Yu-Xi

(*Department of Biology, Fudan University,* Shanghai 200433)

Abstract In the genus *Cedrus* Trew there are currently 4 species—*C. deodara, C. atlantica, C. libani* and *C. brevifolia,,* which disjunctly distribute in the north-western Himalayas (India and eastern Afghanistan), in the north-western Africa (eastern Morocco to Algeria) and in the western Asia (Lebanon, Syria, southern Turkey, the Island of Cyprus). The present paper deals with the karyotype analysis of *Cedrus deodara*. The karyotype formula of the species is K(2n)＝24＝18m+6sm, which is the same as that of Hizume's (1988) and different from that of Mehra & Khoshoo's (1965). The karyotypes of three represent species of *Cedrus* are compared and there may be a trend from primitive to advanced as *C. deodara* → *C. atlantica* → *C. libani*. According to the comparison among the karyotypes of pinaceous genera, the author considers that it is desirable to separate *Cedrus* from Laricoideae and put it into Abietoideae. Based on the data of cytology, fossil, geographical distribution, palaeogeography and palaeoclimate, etc., the present paper discussed the origin, the migration and the evolution of *Cedrus*.

Key words *Cedrus,* Karyotype, Evolution, Cytotaxonomy, Historical phytogeography

松科 Pinaceae 的雪松属 *Cedrus* Trew 含雪松 *C. deodara,* 黎巴黎雪松 *C. libani,* 短叶雪松 *C. brevifolia* 和北非雪松 *C. atlantica* 4 种，它们分别间断分布于西喜马拉雅、亚洲西部（黎巴嫩、叙利亚和土耳其）、塞浦鲁斯及北非（摩洛哥和阿尔及利亚）[1,2]。雪松属的染色体资料虽然已有不少报道[3-8]，但该

*国家自然科学基金资助项目 **现为中国科学院生物物理研究所硕士研究生

1994-01-30 收稿，1994-02-15 修回

属的细胞分类学研究尚为空白，而对雪松的核型分析则还有甚大分歧[4, 9]。关于雪松属的历史起源及演化迁移等亦未见系统、深入的研究。本文作了雪松的核型分析以期澄清该种的核型组成，并结合前人对黎巴嫩雪松和北非雪松的胞核学观察提出属内的核型进化趋势以及雪松属的系统分类地位和亲缘关系，另外还联系化石资料、现代地理分布及古地理、古气候等探讨雪松属的历史起源、迁移及现代残遗分布等，以填补该属的细胞分类学和历史植物地理学研究空白。

材料和方法

试验用雪松（*Cedrus deodara*）种子由青岛市园林局和南京中山植物园从栽培植物经人工授粉后提供，凭证标本藏复旦大学生物系植物标本室。

种子经60℃温水浸泡后25℃保湿培养，取长至2 cm左右的种子根用0.002mol／L的8-羟基喹啉液预处理6—8小时后用卡诺氏液固定24小时，1mol／L HCl液60℃解离2分钟后按常规程序制片，改良的苯酚品红液染色。染色体测量数据取5个细胞的平均值。

染色体相对长度系数I.R.L, 核型不对称系数As.K%的计算，染色体类型及核型不对称类型划分见前文[10]。

结果和讨论

1. 雪松的核型分析

从50个细包分裂相确定雪松的体细胞染色体数为2n＝24，与前人[3-8]的结果相同。未见染色体非整倍性变异和多倍现象，也未见B染色体。该种的染色体长度、臂比和类型见表1，染色体形态和核型及模式图见图1和图2。雪松的核型公式为K（2n）＝24＝18m+6sm, 其中9、10、12号为近中着丝粒染色体，其余为中部着丝粒染色体。3号和7号的短臂各有1个次缢痕，没有臂比大于2的染色体，染色体长度比（1.55）小于2，属Stebbins[11]的1A类型，此乃高等植物核型中最对称和原始的类别。染色体相对长度组成为2n＝24＝12M2+12M1，即仅有中长和中短染色体，核型不对称系数55.42。

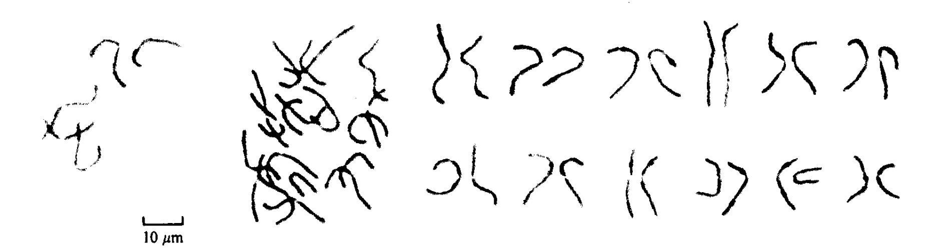


图1 雪松的染色体形态和核型

Fig. 1 The morphology of smoatic chromosomes and karyotype of *Cedrus deodara*

Mehra和Khoshoo[4]首次以Dalhousie的雌配子体为材料观察到雪松的单倍染色体数n＝12，并指出除1条染色体具近端着丝粒外其余均为中部或近中着丝粒染色体。Hizume[9]以取自日本和巴基斯坦的幼苗根尖为材料进行了雪松的核型分析，K（2n）＝24＝18m+6sm，10、11、12号染色体具近中着丝粒，其余为中部着丝粒染色体。1号染色体的短臂和2，4号的长臂各有1个次缢痕。他指出该核型分析结果与Mehra & Khoshoo的大相径庭。为鉴别两者的核型分析结果的准确性，笔者将其作有关测算

后与本文的同列表 2 以资比较。由表 2 可见本文与 Hizume 的各栏数据都比较一致和接近，但与 Mohra &Khoshoo 的差距较大，特别是后者的核型分析中有 1 对臂比达 3 以上的近端着丝粒染色体，染色体长度比大于 2，属 2B 核型类型。这样大的差别发生在同一裸子植物相当保守的核型上，一般来说是不大可能，其原因不得而知。作者认为 Hizume 的分析结果较为准确， Mehra & Khoshoo 的可能有误。至于本文和 Hizume 的核型分析中同具的 3 对近中着丝粒染色体的编号略有差异，可能与各自的不同实验条件而引起染色体的收缩程度有异以及测量上的误差有关。两者在次缢痕的数目及位置上的不同，则除了可能与多态现象[12]有关外，染色体的收缩程度，染色及压片的优劣都会影响到准确观察，因此我们认为选取非染色质区明显而且有 50%以上的重复率来确定次缢痕也许比较可靠。

表 1　雪松的染色体长度、臂比和类型

Table 1 The lengths, arm ratios and types of chromosomes of *Cedrus deodara*

编号 No.	相对长度（%） Relative length（%）			相对长度系数 I.R.L.	臂　比 Arm Ratio （L／S）	类　型 Type
	短臂 S	长臂 L	全长 T			
1	4.78	5.26	10.04	1.21（M2）	1.10	m
2	4.54	4.95	9.49	1.14（M2）	1.09	m
3	1.51+2.81	5.02	9.34	1.12（M2）	1.16	m
4	4.48	4.71	9.19	1.10（M2）	1.05	m
5	4.07	4.73	8.80	1.06（M2）	1.16	m
6	4.18	4.48	8.66	1.04（M2）	1.07	m
7	1.80+2.22	4.27	8.29	1.00（M1）	1.06	m
8	3.75	4.09	7.84	0.94（M1）	1.09	m
9	2.87	4.90	7.77	0.93（M1）	1.71	sm
10	2.50	4.59	7.09	0.85（M1）	1.84	sm
11	3.12	3.91	7.03	0.84（M1）	1.25	m
12	2.23	4.23	6.46	0.78（M1）	1.90	sm

表 2　雪松的核型资料

Table 2 The karyotypic data of *Cedrus deodara*

结　果　Results	作　者　Author		
	Present Paper	Hizume, 1988	Mehre & Khoshoo, 1956
核　型　公　式 Karyotype formula	18m+6sm	18m+6sm	22（m,sm）+2st
染　色　体　长　度　比 Chromosome ratio	1.55	1.51	2.27
平　均　臂　比 Mean arm ratio	1.29	1.26	1.38
臂比大于 2 的染色体对数 Chromosome pair with A.R.＞2	0	0	1
核　型　类　型 Karyotypic type	1A	1A	2B

2.雪松属的细胞分类学研究

已经报道过核型分析或染色体形态的雪松属植物还有黎巴嫩雪松和北非雪松，笔者将有关资料经一定处理后连同本文对雪松的核型分析结果一并列入表 3（暂缺短叶雪松）。就此可将雪松属的核型公式归

纳为 K(2n)=24=18(20)m+6(4)sm，核型的相对长度组成为 2n=24=(12,14)M2+(12,10)M1(没有长染色体 L 和短染色体 s)，臂比大于 2 的染色体对数为 0（1），核型类型 1A（2A），As.K%值较小。这些资料一致地表明了雪松属各个种的核型比较接近并相当对称和原始。尽管如此，但从表 3 可见属内还是存在一定的进化趋势。以 Stebbins [13] 认为最能反映核型的不对称性和进化程度的染色体长度比和平均臂比来看，虽然前者在 3 个代表种之间比较接近（松科各属之间亦然），但后者明显呈现雪松→北非雪松→黎巴嫩雪松渐增的进化趋势，核型不对称系数 As.K%也类似。由此可见雪松最原始，其他 2 种较进化，而黎巴嫩雪松的 2A 核型类型及有 1 对臂比大于 2 的染色体则进一步表明它是 3 种里最为进化的。在以表 3 的平均臂比和染色体长度比为纵、横坐标的图 3 中则更为形象地表明 3 个代表种的这个进化趋势：虽然它们的坐标点的横坐标相近，但黎巴嫩雪松的坐标点 L 具有较大的平均臂比而居图的最上方，表明最进化；北非雪松 A 的平均臂比较小在中间；雪松的坐标点 D 因平均臂比最小而位于图的下方，表明最为原始。

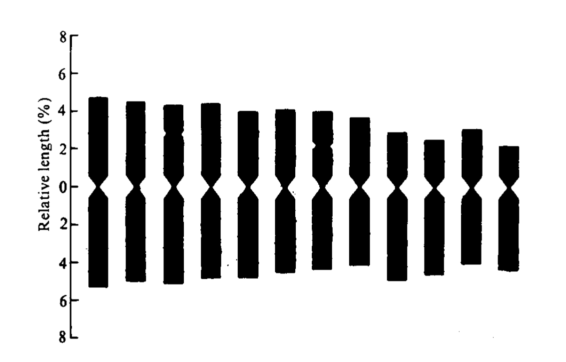


图 2 雪松的核型模式图

Fig. 2 Idiogram of *Cedrus deodara*

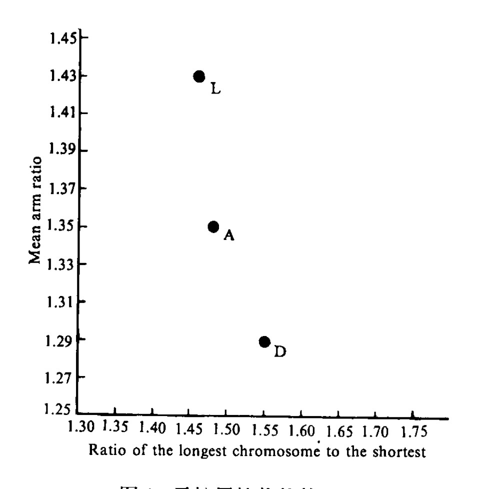


图 3 雪松属植物的核型

Fig. 3 Karyotypes of three species of *Cedrus* A: *C. atlantica*, D: *C. deodara*, L: *C. libani*

Panetsos 等 [14] 对雪松属 4 种植物所作的同工酶分析结果显示了雪松的遗传变异性即杂合性（heterozygosity）最低，短叶雪松最高，北非雪松和黎巴嫩雪松居中。一般认为，杂合性的增高也是一种进化趋势，因此表明了可能雪松最原始，短叶雪松最进化，北非雪松和黎巴嫩雪松中等进化。可见本文对 3 种雪松属植物的进化趋势分析结果与之相吻而得到支持。如果确是这样的话，预测短叶雪松的核型可能更为不对称，这有待以后的验证。

主要根据同具长枝和短枝的特征，Vierhapper [15]，Pilger [16]，Melchior & Werdermann [17]，郑万钧和傅立国 [1]，Krüann [18] 等都把雪松属和落叶松属 *Larix*、金钱松属 *Pseudolarix* 同置落叶松亚科 Laricoideae。但从松科各属的细胞核学资料来看，雪松属的埝型〔2n=24=18(20)+6(4)sm〕与落叶松属〔2n=24=12m+12sm(st)〕[19] 和金钱松属〔2n=44=4sm+40t（4SC)〕[20] 的相去甚远，而与冷杉亚科 Abietoideae 的铁杉属 *Tsuga*〔2n=24=20(18,22)m+4(6,2)sm〕[21] 和油杉属 *Keteleeria* [2n=24=18(16,14)m+6(8,10)sm] [22] 的核型较为接近，因此作者认为将雪松属从落叶松亚科分出放到冷杉亚科可能比较合适。Niemann [23] 和 Price 等 [24] 指出根据长、短枝的两型性特点的分类是人为的。Frankis [25] 则认为落叶松亚科的两型性枝条可能是趋同演化（convergent evolution）的结果，他并根据种子及球果鳞片的形态特征等把雪松属隶于冷杉亚科，可见本文的意见与这些笔者的研

究结果相吻合而互相支持。

3. 雪松属的历史植物地理学研究

由图 4[26] 可见雪松属的化石发现于中亚的咸海地区（渐新世 Oligocene）、欧洲的法国（中新世 Miocene）和保加利亚（上新世 Pliocene），它的现代间断分布区在西北喜马拉雅的阿富汗和印度（雪松）、西亚的黎巴嫩、叙利亚、土耳基（黎巴嫩雪松）和地中海的塞浦鲁斯岛（短叶雪松）以及西北非的摩洛哥、阿尔及利亚（北非雪松），形成替代分布[27]。根据吴鲁夫[28]的划分，这些化石发现地及现代分布区均属（古）地中海地区。表明雪松属植物至少自第三纪（渐新世）起至现在始终没有退出这个地区，因而似乎可见古地中海地区既是雪松属的起源中心（至少在第三纪的该区北部），也是它的现代（残遗）分布中心（在该区南部），因为这里生长着雪松属的所有种类，包括最原始的雪松。由此可见雪松属在这里是土生土长的，从而支持了吴鲁夫的"地中海的植物区系在它的范围内的大部分都是在当地发育成的"结论，也与李楠① 认为雪松属可能从未进入环太平洋植物区"的意见相吻合。

表 3 雪松属的核型资料

Table 3 The karyotypic data of *Cedrus*

种名 Species	雪松 C. deodara	北非雪松 C. atlantica	黎巴嫩雪松 C. libani
核型公式 Karyotype formula	18m+6sm	18m+6sm	20m+4sm
染色体相对长度组成 Chromosome complement on relative length	12M2+12M1	14M2+10M1	12M2+12M1
染色体长度比 Chromosome ratio (Lt / St)	1.55	1.48	1.40
平均臂比 Mean arm ratio	1.29	1.35	1.43
臂比大于 2 的染色体对数 Chromosome pair with A. R. >2	0	0	1
核型类型 Karyotypic type	1A	1A	2A
核型不对称系数 As.K%	55.14	56.24	57.40
作　者 Author	本文	Price et al., 1975	Sax & Sax, 1933

图 4 还表明了雪松属的 3 个化石发现地点在 3 个现代植物分布区的更北之处。吴鲁夫[28, 29]称这是惟在欧洲（这里还包括其近邻的亚洲及非洲地区）才出现的现象，究其原因可能是由于气候的改变，海浸及陆地联系的发生和消失，发生了物种在保持同一分布纬度范围内经受了自北向南的迁移并主要发生于地中海植物区系之内。王荷生[30]也指出渐新世末和晚第三纪，因为气温下降、古地中海范围缩小和边缘高山高原的隆起，古地中海植物群向南退却和向东发展，现代地中海沿岸和中亚生长的许多植物是第三纪古地中海植物群的后裔残遗。这个结论与 Florin[26]对雪松属植物可能在晚第三纪由中欧向西南迁移至北非、向东经小亚细亚迁移到叙利亚的推测也相吻合而相互支持。比利牛斯山脉在上新世才形成及比利牛斯半岛与非洲的联系一直保持至上新世则至少为法国南部的中新世雪松属植物迁移至西北非

①李楠. 1993：松科植物地理学的研究（研究生博士学位论文），pp.1-104。

（北非雪松）提供了古地理保证，而巴尔干半岛与小亚细亚迟至上新世还是一个整体和爱琴陆地的沉沦及塞浦路斯岛的分离也在第四纪开始时才发生又给保加利亚（巴尔干半岛）的上新世雪松属植物迁移到土耳其（小亚细亚）、塞浦路斯、叙利亚、黎巴嫩等地（黎巴嫩雪松、短叶雪松）开了绿灯。但Florin又称雪松属植物再从西亚往东南迁移到西喜马拉雅，作者则不敢苟同，因为至少西喜马拉雅的雪松比西亚的黎巴嫩雪松原始的胞核学资料并不支持这个假设。况且，吴鲁夫[28]在归纳地中海区植物区系成分的迁移类型时也只讲到沿着中国西部的山脉包括喜马拉雅山由东到西向阿尔卑斯山脉迁移而不是相反，这是得到本文关于雪松属植物核型进化趋势结论的支持的。李楠①也认为雪松属由西向东扩散的可能性较大，本文的结论亦与之不同。

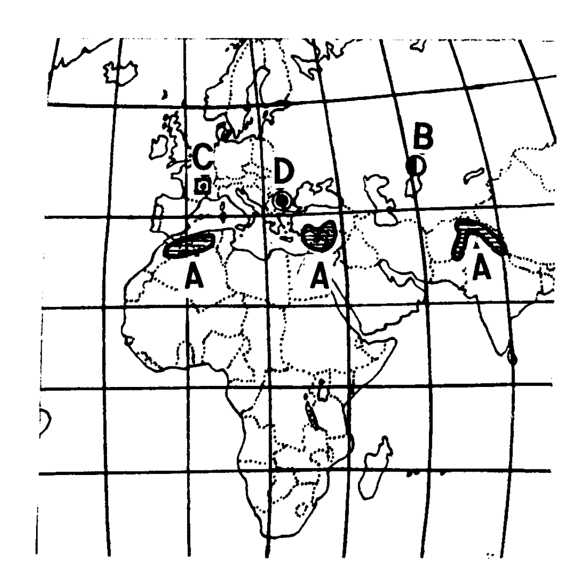


图4 雪松属现在的分布——A；过去的分布——渐新世B，中新世C，上新世D（From：Florin，1963）

Fig.4 *Tsuga:* present distribution ——A; distrbution in the past ——B. Oliocene, C. Miocene, D. Pliocene

由图4可见，西喜马拉雅的雪松、西北非的北非雪松和西亚的黎巴嫩雪松的核型依序进化与咸海地区、法国和保加利亚的化石的地质时期分别为渐次年轻的渐新世、中新世和上新世形成鲜明的对照，表明核型资料给现代雪松属植物可能是由北向南迁移而来的假设以细胞学支持，而这样的化石资料也对雪松属植物的核型进化趋势提供了古植物学依据。由此可见，雪松属可能在第三纪或更早起源于北纬40—50°的欧洲及与亚洲的毗邻地区，这与Florin[26]认为松杉类最可能源于北半球具有亚热带和暖温带气候的中纬度（约北纬25—50°）地区的结论相吻合。它的4个现代残遗向断分布区也许就是4种雪松属植物随着气候变化、地理变迁等由北向南迁移后找到的最适生存环境，从而形成了它们的替代分布式样。

致谢 承吴征镒教授审阅全文。

参 考 文 献

〔1〕郑万钧，傅立国. 中国植物志（第七卷）. 北京：科学出版社，1978. 167—203.

〔2〕Dallimore W. Jackson A B, rev. Harrison S G. Handb Conif and Ginkgo, ed. 4, London: Edward Arnold, 1966. 137—146.

〔3〕Mehra P N, Dogra P D. Embryogeny of Pinaceae. 1. Proembryogeny. *Proc Indian Nat Acad Sci A*, 1975, **5**(41): 486—497.

〔4〕Mehra P N, Khoshoo T N. Cytology of conifers.I. *J Genetics*, 1956, **54**(1): 165—180.

〔5〕Price H J, Sparrow H A, Nauman A F. Evolutionary and development considerations of the variebility of nuclear parameter in higher plants. I. Genome volume, interphase chromosome volume, and estimated DNA content of 236 gymnosperms. *Basic mechamisms in plant morphogenesis: Brookhaven Symposia in biology N Y*, 1975, **25**: 390—421.

〔6〕Sax K, Sax H J. Chromosome number and morphology in the conifer. *J Arn Arb*, 1933, **14** (4): 356—374.

〔7〕Stiff M J. The geographical distribution and cytology of the coniferales. Fh.D. Thesis. Univ. Virginiana, 1952: 1—172.

〔8〕Sugihara Y. On the mutual translocation in *Cedrus deodara*. London: *Chromosome information service*, 1968, **9:** 15—17.

〔9〕Hizume M. Karyomorphological studies in the family Pinaceae. *Mem Fac Educ Ehime Univ Ser III Nat Sci*, 1988, **8:** 1—108.

〔10〕李林初. 秃杉的细胞学研究. 植物分类学报，1986，**24**(5): 376—381.

〔11〕Stebbins G L. Chromsomal Evolution in Higher Plants. London: Edward Arnold, 1971. 85—104.

〔12〕李懋学. 染色体的次缢痕. 核仁组织区和随体. 生物学通报，1985，(7): 12—14.

〔13〕Stebbins G L. Variation and Evolution in Plants. New York: Columbia University Press, 1957. 442—475.

〔14〕Panetsos K P, Christou A, Scaltsoyiannes A. First analysis on allozyme variation in cedar species (*Cedrus* sp.). *Silvae Genetica*, 1992, **41**(6): 339—342.

〔15〕Vierhapper F. Entwurf eines neuen systems der Coniferen. *Abn K K Zool Bot Ges Wien*, 1910, **5**(4): 1—56.

〔16〕Pilger R. Coniferae. In: Engler A, Prantl K. Die Natutrlichen Pflanzenfamilien. Aufl. 2, ed. 13, Leipzig. Wilhelm Engelmann. 1926.

〔17〕Melchior H, Werdermann E. In: Engler A. Syllabus der Pflanznenfamilien. ed. 12. Gebruder Borntraeger. Berlin-Nikolussee. 1954.

〔18〕Krussmann G. Manual of Cultured Conifers. ed. 2. tr. M. Epp. London, 1985.

〔19〕李林初. 落叶松属的核型及系统位置的研究. 植物分类学报，1993，**31** (5): 405—412.

〔20〕李林初. 金钱松（属）的细胞分类学研究. 云南植物研究，1994，**16**(1): 248—254.

〔21〕李林初. 云杉核型的研究兼论云杉属的进化地位. 云南植物研究，1992，**14**(4): 347—352.

〔22〕李林初. 川滇冷杉的核型分析兼论冷杉属的进化地位. 广西植物，1992，**12**(4): 325—330.

〔23〕Niemann G J, Van Genderen H H. Chemical relationships between Pinaceae. *Biochem Syst Ecol*, 1980，**8**: 237—240.

〔24〕Price R A, Olson-Stojkovich J, Lowenstein J M. Relationships among the genera of Pinaceae: an immunological comparison. *Systematic Bot*, 1987，**12**: 91—97.

〔25〕Frankis M P. Generic inter-relationships in Pinaceae. *Notes RBG Edinb*, 1988，**45**: 527—548.

〔26〕Florin R. The distribution of conifer and taxad genera in time and space. *Acta Hort Bergiani*, 1963, **20**(4): 121—312.

〔27〕斯特斯 C A（韦仲新等译）. 植物分类学与生物系统学. 北京：科学出版社，1986：201—205.

〔28〕吴鲁夫 E B（仲崇信等译）. 历史植物地理学. 北京：科学出版社，1964. 153—303.

〔29〕吴鲁夫 E B（仲崇信等译）. 历史植物地理学引论. 北京：科学出版社，1960. 181—224.

〔30〕王荷生. 植物区系地理. 北京：科学出版社，1992. 75—93.